

マウスの報酬系列学習における隣接連合と遠隔連合の形成およびリスト学習の不成立

著者	谷内 通
雑誌名	基礎心理学研究
巻	24
号	2
ページ	171-180
発行年	2006-03-31
URL	http://hdl.handle.net/2297/6672

マウスの報酬系列学習における隣接連合と遠隔連合の形成および リスト学習の不成立¹⁾

谷 内 通

金沢大学

Formation of adjacent and remote association, and failure of list learning in reward serial learning by mice

Tohru TANIUCHI

Kanazawa University*

It has been reported that in reward serial learning rats can form an inter-item association between adjacent items and between remote items. In addition, by using a preceding series as discriminative cues they can discriminate a following series. These different types of association learning were examined in mice with three experiments of reward serial learning. In Experiments 1 and 2 the mice learned to form inter-item associations between adjacent items and between remote items. They responded differentially, according to their anticipation of a reward magnitude. In Experiment 3, however, despite considerable training, the mice failed to master series discrimination learning when two preceding series signaled a different subsequent series. These results suggest a basic ability of mice for item association learning but a restricted cognitive capacity to form a series chunk.

Key words: mice, serial learning, remote association, list learning

動物における系列学習の検討は、霊長類・鳥類における視覚刺激を用いた研究 (e.g., D'Amato & Colombo, 1989; Terrace, Chen, & Newman, 1995) や、ラットにおける空間位置や物体を項目とした研究 (e.g., Fountain & Rowan, 1995; 木村・谷内, 2004) 等、様々な動物種と実験手法により検討されてきている。特に、ラットに関しては、報酬の量や質を項目とした報酬系列学習について詳細に検討されてきた。

ラットの報酬系列学習では、主に直線走路を使用し、継起する走行に対して与える報酬量を異なる数の 45 mg の餌ペレットで構成した 14-7-3-1-0 等の系列を提示し、大報酬に対する速い走行と小報酬、特に無報酬に対する遅い走行を指標として学習を吟味する。この

ようなラットの報酬系列学習においては、報酬量が増減するような複雑な構造を持つ非単調系列よりも上述のような単調減少系列の方が速やかに学習されること (e.g., Hulse & Dorsky, 1977)、長い系列を単純な構造の下位系列に分節化することによって学習が促進される分節化効果 (e.g., Fountain, Henne, & Hulse, 1984)、同じ構造を持つ系列間での学習の転移 (Hulse & Dorsky, 1979; 水原・石田, 1990; 谷内, 1995)、または系列構造に基づく新奇項目の推定 (Fountain & Hulse, 1981) 等の諸現象が発見された。これらの知見に基づき、系列構造の符号化に基づくチャンク化というヒトと共通する認知過程を主張する法則符号化仮説 (e.g., Hulse & Dorsky, 1977) と、部分強化研究に基礎を置き、報酬系列学習を強化事象間の連合学習によって説明する記憶弁別学習理論 (e.g., Capaldi & Molina, 1979) の間で激しい論争が行われた (谷内, 1998)。このような論争の過程で、ラットの報酬系列学習の学習過程については、他の動物の系列学習研究と比較しても詳細な水準での検討が行われて

* Department of Psychology, Faculty of Letters, Kanazawa University, Kakuma-machi, Kanazawa 920-1192

1) 本研究は平成 11 年度科学研究費補助金 (日本学術振興会特別研究員奨励費) の補助を受けた。

きた。

しかしながら、報酬系列学習の諸現象や学習過程に関する知見の一般性は、げっ歯類内においてさえ、ほとんど確認されていない状況である。一方で、空間位置の系列学習では、ラットにおいて認められる時間手がかりを用いた分節化による学習の促進効果 (e.g., Stempowski, Carman, & Fountain, 1999) が、マウスでは認められない、あるいは逆に妨害的に働くことが示されている (Fountain, Krauchunas, & Rowan, 1999)。

空間位置の系列学習では、ラットとマウスというげっ歯類内においても結果の相違が認められることから、ラットの報酬系列学習についても、従来の知見の種間一般性をげっ歯類内において確認することが必要であると考えられる。また、げっ歯類内において学習現象の種間一般性を確認することは、げっ歯類と鳥類や霊長類、あるいはさらに異なる動物との認知能力の差異を比較するための基礎として重要であると考えられる。

そこで、本研究では、報酬系列学習における基本的な学習過程である項目連合学習をマウスにおいて検討することを目的とした。ラットを対象とした研究では、連合が形成される項目の隣接関係と手がかりとして利用される項目の範囲において、3つの水準の項目連合学習が成立することが知られている。そこで、本研究では、ラットにおいて確認されている異なる水準の項目連合学習、すなわち、隣接する項目間の連合学習 (実験1)、遠隔する項目間の連合学習 (実験2)、および、系列全体を手がかりとした後続系列の弁別学習であるリスト学習 (実験3) の可能性について検討した。

実験 1

項目連合学習の最も基本的な単位は、隣接する項目間に連合を形成し、直前の試行における報酬事象を手がかりとして直後の試行における報酬事象を弁別する学習である。これらの弁別手がかりは項目間連合における信号 (signal) となるが、報酬信号強度に関して相互に刺激般化が生じることが仮定されている。般化する報酬信号強度は、一般的な刺激般化の規定因と同様に、信号間の類似性と、信号対象の報酬の大きさによって決定される。例えば、14-7-3-1-0 という単調系列の習得に関する記憶弁別学習理論の説明では、項目の記憶である 14', 7', 3', および 1' を信号として、14' → 7', 7' → 3', 3' → 1', および 1' → 0 という個別的な弁別学習である項目間連合の形成が行われる。学習の指標となる 0 ペレット予期の信号である 1' に最も類似する 3' は、単調系列では 1 ペレットという小報酬の信号となる (3' → 1)。これに対し、

例えば 14-3-7-1-0 という非単調系列の学習では、3' は 7 ペレットという大報酬の信号となる (3' → 7)。1' に対して 3' から生じる報酬信号強度の般化量は、単調系列よりも非単調系列において大きくなるため、1' に対して反応を抑制する学習 (1' → 0) は非単調系列において困難になると説明される。

このような信号間の刺激般化について、ラットでは、2項目系列の併行学習事態において、第1項目同士の類似性が低い2つの系列における第2項目の弁別学習は容易であるが、第1項目が類似する場合に第2項目の弁別が困難になることが示されている。この結果は、ラットは隣接する項目間に項目間連合を形成可能であること、および、第1項目の記憶表象である信号間では類似性に基づく刺激般化が生じることを示すものである (Capaldi, Verry, & Davidson, 1980)。

実験1では、マウスにおける隣接項目間の連合形成の可能性について検討するとともに、信号間の刺激般化の生起について、Capaldi et al. (1980) のラットに関する条件よりも詳細に検討することを目的とした。同じマウスに 1-R, 2-N, 4-N, 8-N 系列を不規則な順序で与える併行学習事態で訓練した (数字は 20 mg の餌ペレット数, R は餌ペレットと質的に異なる報酬刺激, N は無報酬)。マウスが隣接する先行項目を手がかりとして後続項目を弁別可能であるならば、第1項目を手がかりとした第2項目の予期に基づく走行速度の分化が発達し、各系列の第2項目に対する走行は 1-R 系列よりもその他の系列において遅くなると予測される。また、信号間で生じる刺激般化の大きさが、信号の類似性によって規定されるならば、報酬項目の信号である 1 ペレットと類似するほど報酬信号強度の般化が大きくなるため、第2無報酬に対する走行は、第1項目が小報酬であるほど遅くなることが予測される。

また、第2段階では、訓練系列を 1-N, 2-N, 4-N, 8-R 系列へ変更した。第2無報酬に対する走行速度が、報酬の信号と無報酬の信号の類似性によって規定されるならば、第2無報酬に対する走行速度は、第1項目が大報酬であるほど速くなり、第1段階とは逆転することが予測される。このような逆転が観察されるならば、第2走行における走行反応が第1項目の報酬の大きさ自体の効果や第1項目と第2項目の対比関係 (Self & Gaffan, 1983) によって規定されるのではないことを示すと考えられる。

方 法

被験体 実験開始時において約 80 日齢の実験経験の

ないオスの ICR マウス 5 匹を用いた。

装置 全長 145 cm, 幅 10 cm, 高さ 16 cm の廊下式直線走路を装置として用いた。走路は 15 cm の出発箱, 110 cm の走路, 20 cm の目標箱からなり, 出発箱と目標箱はギロチンドアによって走路部分と仕切ることができた。装置内部はつや消しの黒色に塗られていた。走路は開閉可能な金網の蓋によって覆った。目標箱の末端には直径 2 cm, 深さ 0.5 cm の餌皿を取り付けた。餌皿の手前 10 cm のところには赤外線センサが設置されており, 出発箱のギロチンドアを引き上げてから, マウスがセンサを遮るまでの時間を 1/100 秒単位で測定した。1 粒が 20 mg の餌ペレットと約 35 mg の米爆ぜ菓子(雛あられ等に用いられるいわゆるポン菓子)を報酬刺激として用いた。

手続き 14 日間の予備訓練を行った。この期間に食餌制限によってマウスの体重を自由摂食時の 85% に減量し, 実験終了まで維持した。1~7 日目までは毎日 1 時間のハンドリングを個別に施した。また, この期間に報酬刺激に対する馴致のため, 餌ペレットと米爆ぜ菓子の各 5 粒を飼育用の固形飼料に加えて与えた。8~12 日目には装置内の自由探索を個別に 10 日間行わせた。このとき, 装置の床に置いた 6 粒の餌ペレットを食べさせた。13 日目と 14 日目にはドアを閉めた目標箱内で餌皿から 3 粒の餌ペレットを食べさせた。予備訓練が終了した翌日から走行訓練を 12 日間行った。第 1 走行に対して 1 ペレットを与え, 第 2 走行に 1 粒の米爆ぜ菓子を与える 1-R 系列を 1 日に 12 回提示した。被験体はホームケージのまま実験室に運んだ。マウスを出発箱に入れ, 約 5 秒後にギロチンドアを引き上げた。マウスが目標箱に達し, 走行時間測定用のカウンタが停止してから目標箱側のドアを降ろした。報酬項目の場合, マウスが報酬を食べ尽くすと取り出してホームケージに移し, 走行間隔が経過した後に次の走行を開始した。いずれの走行においても, マウスが 60 秒以内に目標箱に入らない場合は実験者が目標箱に入れた。この場合の走行時間は 60 秒とした。系列の最後の走行が終了すると, マウスを待機用ケージに移し, 系列間間隔が経過した後に次の系列の提示を開始した。走行間隔は 20 秒, 系列間隔は約 10 分であった。1 日の訓練が終了するとマウスを飼育室に戻し, 最後の走行から 30 分以上経過した後に給餌計画に従った量の飼育用飼料を与えた。実験セッション中は水を与えなかった。

走行訓練終了の翌日から第 1 段階の弁別訓練を 24 日間行った。1-R, 2-N, 4-N, 8-N の 4 種の系列を 1 日に 3 回ずつ提示した。系列の提示順序は 4 系列ブロックご

とに無作為化した。無報酬項目の場合には, 目標箱に 20 秒とどめてから取り出した。その他の手続きは走行訓練時と同じであった。第 1 段階終了の翌日から第 2 段階の訓練を 16 日間行った。1-N, 2-N, 4-N, 8-R の 4 種の系列を 1 日に 3 回ずつ提示した。その他の手続きは第 1 段階と同じであった。

結 果

Figure 1 の左パネルは第 1 段階における平均走行速度を 4 ブロックで示している。各系列の提示順序は無作為化されて予測不可能であったので, 第 1 項目に対する走行速度の分化は認められなかった。これに対し, 第 2 項目については, 訓練に伴い, 1-R 系列における速い走行と, その他の系列における遅い走行が発達し, 第 2 項目の予期が示された。また, 2-N, 4-N, 8-N 系列の第 2 項目に対する速度は, 第 1 項目が報酬項目の信号である 1 ペレットと類似する小報酬であるほど速かった。第 1 段階のデータに対して, 系列(4)×走行(2)×ブロック(6)×被験体の分散分析を行ったところ, 系列($F(3, 12) = 26.00, p < .01$), 走行($F(1, 4) = 39.43, p < .01$)の主効果, および, 系列×走行($F(3, 12) = 25.45, p < .01$), 系列×ブロック($F(15, 60) = 7.31, p < .01$), 走行×ブロック($F(5, 20) = 28.63, p < .01$), および, 系列×走行×ブロック($F(15, 60) = 4.77, p < .01$)の交互作用が有意であった。系列×走行×ブロックの交互作用についてブロックごとの系列×走行の単純交互作用を吟味したところ, 第 1~3 ブロックでは有意ではなく($F(3, 72) = .40, 1.06, 2.63$), 第 4 ($F(3, 72) = 5.43, p < .01$), 第 5 ($F(3, 72) = 8.27, p < .01$), および第 6 ブロック($F(3, 72) = 32.29, p < .01$)において有意であった。第 6 ブロックにおける系列×走行の単純交互作用について, 走行ごとの系列の単純・単純主効果を吟味したところ, 第 1 走行では有意ではなく($F < 1$), 第 2 走行において有意であった($F(3, 144) = 73.80, p < .01$)。第 6 ブロックの第 2 走行における系列間の走行速度の分化を Tukey の HSD 検定によって比較したところ, すべての系列間の差が有意であった($p < .05$)。これらの結果は, 訓練に伴って第 2 項目の予期が生じたこと, および, 報酬項目の信号である 1 ペレットと各系列の第 1 項目の類似性が低いほど, 第 2 項目の無報酬予期が優れたことを示すものである。

Figure 1 の右パネルは, 第 2 段階における 1-N, 2-N, 4-N, および 8-R 系列に対する走行速度を示している。第 2 項目の報酬項目の信号が第 1 段階の 1 ペレットから第 2 段階の 8 ペレットに移行すると, 訓練に伴って第 2 項目予期が示されるようになった。このとき, 第 2 無

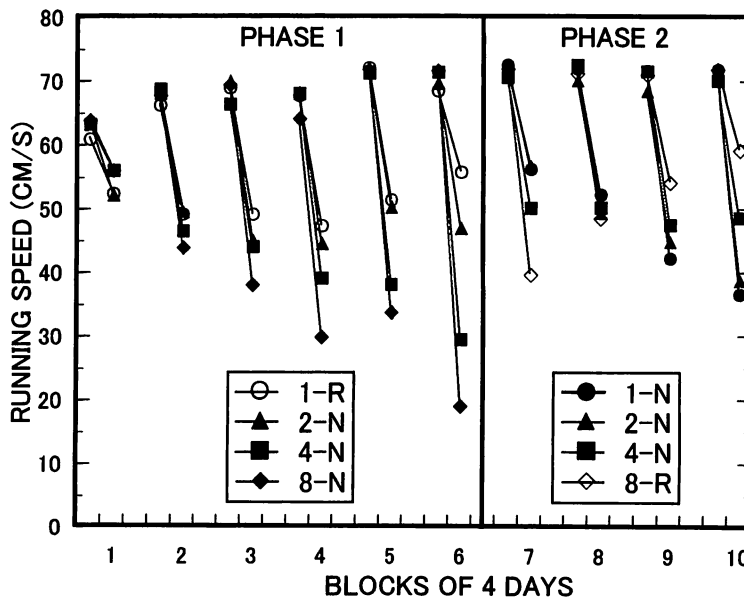


Figure 1. Mean running speed on Series 1-R, 2-N, 4-N, and 8-N (Phase 1) and Series 1-N, 2-N, 4-N, and 8-R (Phase 2) in Experiment 1. Digits, R, and N represent the number of 20-mg food pellets, a piece of puffed rice, and nonreward, respectively. Mice were daily given these series in an irregular order and required to discriminate the second items based upon the first items as discriminative cues (adjacent association task).

報酬に対する走行は、第1項目が報酬項目の信号である8ペレットと類似する4-N系列において速かった。第2段階のデータに対して、系列(4)×走行(2)×ブロック(4)×被験体の分散分析を行ったところ、走行($F(1, 4) = 71.24, p < .01$)の主効果、および、系列×ブロック($F(9, 36) = 5.65, p < .01$)、系列×走行×ブロック($F(9, 36) = 8.06, p < .01$)の交互作用が有意であった。系列×走行×ブロックの交互作用についてブロックごとの系列×走行の単純交互作用を吟味したところ、第1($F(3, 48) = 8.65, p < .01$)、第3($F(3, 48) = 3.71, p < .01$)、および第4ブロック($F(3, 48) = 15.47, p < .01$)において有意であった。最終の第4ブロックにおける系列×走行の単純交互作用について、走行ごとの系列の単純・単純主効果を吟味したところ、第1走行では有意ではなく($F < 1$)、第2走行において有意であった($F(3, 96) = 24.24, p < .01$)。第4ブロックの第2走行における系列間の走行速度の分化をTukeyのHSD検定によって比較したところ、1-N系列と2-N系列に差は認められなかったが、8-R系列よりも1-N、2-N、4-N系列の無報酬に対する走行が有意に遅く、4-N系列よりも1-N、2-N系列の無報酬に対する走行が有意に遅かった($p < .05$)。これらの結果は、訓練に伴って第2項目の予期が生じたこと、および、報酬項目

の信号である第1項目の8ペレットとの類似性が低い系列において、第2項目の無報酬に対する予期が優れたことを示すものである。

考 察

第1項目を手がかりとした第2項目の弁別が成立した。これはマウスがラットと同様に、先行試行における報酬事象を手がかりとして後続の報酬事象を予期可能であることを示しており、隣接項目間に連合を形成したことを示すものである。また、第2項目の無報酬弁別の精度は、各系列の第1項目(S-)と、第2項目において報酬項目を信号する第1項目(S+)の類似性によって規定された。すなわち、S-とS+の類似性が低いほど、無報酬予期は優れた。これらの結果は、項目間連合の信号間で類似性の関数として報酬信号強度の刺激般化が生じることを示したCapaldi et al. (1980)のラットの結果を、マウスにおいてより詳細なかたちで再現するものである。

第2項目の報酬項目の信号が第1段階の1ペレット(1-R)であるときには、第2項目の無報酬予期は2-N系列よりも4-N系列において有意に優れた。これに対し、報酬項目の信号が第2段階で8ペレット(8-R)へ移行さ

れると、第2無報酬予期は4-N系列よりも2-N系列において有意に優れた。この結果は、第2項目の無報酬に対する反応強度は、第1項目の報酬量自身や第1項目と第2項目の報酬値の差による対比効果(Self & Gaffan, 1983)によって規定されるのではないことを示すものである。すなわち、第1項目の8, 4, 2, 1ペレット間の対比効果や、第1項目から第2項目への報酬量の減少の度合いによって第2走行の強度が規定された場合には、第1段階と第2段階において等しく0ペレットを信号する4-N系列と2-N系列の0ペレットに対する反応強度の相対的な関係性は変化しないと考えられるからである。したがって、4-N系列と2-N系列の0ペレットに対する反応強度が第1段階と第2段階で逆転したという結果は、これらの系列の第1項目に対して報酬信号傾向の刺激般化を及ぼす刺激が、第1段階の1ペレットから第2段階の8ペレットへ移行したことを反映するものであると考えられる。

実験 2

実験1では、マウスが直前の項目を手がかりとして後続項目を弁別可能であり、隣接する項目間に連合を形成可能であることが示された。しかしながら、ラットは、直前の項目だけでなく、遠隔する項目も手がかりとして利用可能であり、遠隔連合を形成することが知られている(Capaldi & Miller, 1988; Capaldi, Nawrocki, & Verry, 1983; Capaldi & Verry, 1981; 谷内, 1997)。ラットが遠隔連合を形成する証拠として、例えば、X-N-YとZ-N-N(X, Y, Zは質的に異なる報酬刺激, Nは無報酬)という2種類の系列の併行学習を求められると、ラットは第3項目の報酬量予期を示す(Capaldi & Miller, 1988)。このとき、直前の第2項目は等しく無報酬であるので、第3項目の弁別手がかりにはなり得ない。したがって、ラットは、少なくとも第1項目を手がかりの一部とすることにより第3項目を予期可能であると考えられる。また、等しく無報酬である第2項目に対する走行は、Z-N-N系列よりもX-N-Y系列において速くなる。この現象は、第2走行において後続の第3項目が予期されるといういわゆる遠隔予期が生じたことを示すものであると考えられる。このような遠隔連合の形成は、系列位置で4つ離れた項目間にも成立することが示されている(Capaldi & Verry, 1981)。

実験2では、ラットにおける遠隔連合の形成を示したCapaldi & Miller (1988)の手続きに基づき、マウスにおける遠隔連合の形成について検討した。同じマウスに、X-N-YとZ-N-Nという2種類の系列を不規則な順序

で提示した。マウスが遠隔連合を形成可能である場合には、直前の項目が系列間で等しい第3項目についても、第1項目を手がかりとした項目予期が生じると予測される。また、ラットと同様に、遠隔連合の形成の結果として、ある走行において後続項目の遠隔予期が生じるならば、系列間で等しく無報酬項目である第2項目に対する走行は、Z-N-N系列よりもX-N-Y系列において速くなると予測される。

方法

被験体 実験開始時において約120日齢の実験経験のないオスのICRマウス4匹を用いた。

装置 実験1と同じ直線走路を用いた。報酬刺激として1粒が45 mgの餌ペレットと約35 mgの米爆ぜ菓子を使用した。

手続き 実験1と同一の手続きによる予備訓練を12日間行った。予備訓練に引き続き、習得訓練を48日間行った。習得訓練ではX-N-Y系列とZ-N-N系列を1日に3回ずつ提示した。XとZはそれぞれ1粒の餌ペレットか米爆ぜ菓子であり、被験体間で相殺した。Yは3粒の餌ペレットであった。各系列を第1項目で表した場合、半数のマウスには奇数日にXZZXZX、偶数日にZXXZXZの順序で1日に各系列を3回ずつ計6回提示した。残りの半数のマウスには系列の提示順序を逆にした。系列内の走行間隔は30秒であり、系列間の間隔は約20分であった。その他の手続きは実験1と同じであった。

結果

Figure 2は各系列に対する平均走行速度を4日ブロックで示している。訓練に伴い、第2項目と第3項目に対する走行速度は、X-N-Y系列よりもZ-N-N系列において遅くなり、系列間での弁別的な反応が示された。系列(2)×走行(3)×ブロック(12)×被験体の分散分析を行ったところ、系列($F(1, 3)=19.51, p<.05$)、走行($F(2, 6)=51.28, p<.01$)、ブロック($F(11, 33)=15.11, p<.01$)の主効果、および、系列×走行($F(2, 6)=8.60, p<.05$)、系列×ブロック($F(11, 33)=5.08, p<.01$)、走行×ブロック($F(22, 66)=6.57, p<.01$)の交互作用が有意であった。系列×走行の交互作用について、走行ごとの系列の単純主効果を吟味したところ、第1走行では有意ではなく($F<1$)、第2走行($F(1, 9)=19.87, p<.01$)と第3走行($F(1, 9)=17.92, p<.01$)において、X-N-Y系列よりもZ-N-N系列に対する走行が有意に遅いことが示された。これらの結果は、遠隔する第1項目を手がかりとした第3項目の弁別が成立したことを示すとともに、第2走行における後続の第3項目の遠隔予期が生じ

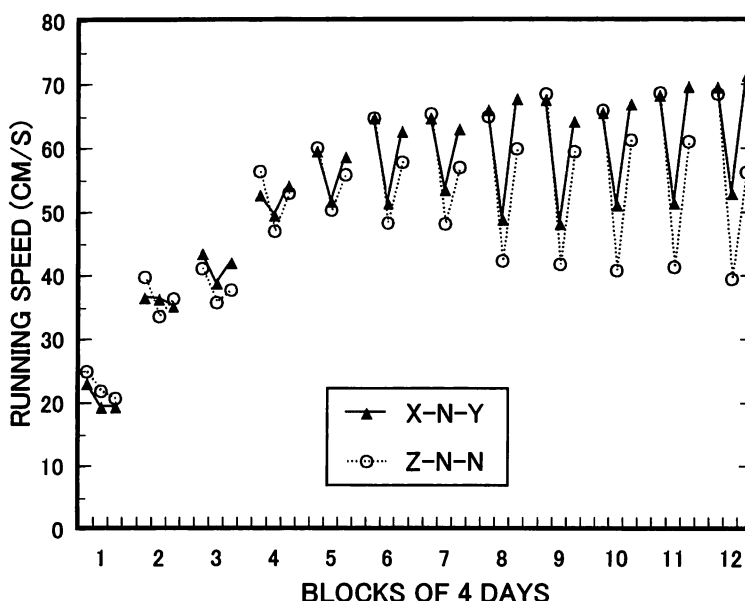


Figure 2. Mean running speed on Series X-N-Y and Z-N-N in Experiment 2. X, Y, and Z represent different types of food reward, and N represents nonreward. Mice were daily given these series in an irregular order and required to discriminate the third items based upon the first items as discriminative cues (remote association task).

たことを示すものである。

考察

実験2では、直前の第2項目が弁別手がかりとして利用不可能な条件において、第3項目の報酬量予期に基づく反応の分化が示された。この結果は、マウスが遠隔する先行項目を後続項目の手がかりとして利用可能であり、遠隔連合を形成可能であることを示す結果である。さらに、等しく無報酬である第2項目に対する走行速度は後続の第3項目の報酬量の影響を受け、Z-N-N系列よりもX-N-Y系列において速くなった。両系列の第1項目として使用した報酬刺激は被験体間で相殺されているため、第1項目の報酬価が系列間で異なることによる対比効果(Self & Gaffan, 1983)が第2項目に対する反応強度に影響した結果とは考えにくい(Capaldi & Miller, 1988)。したがって、第2走行において認められた系列間の走行速度の差異は、第2走行における後続の第3項目の遠隔予期を示すものであると考えられる。

実験 3

実験2では、マウスが遠隔する項目間にも連合を形成可能であることが示された。ラットにおいてはさらに、先行する系列全体を手がかりとして後続の系列を弁別するというリスト学習が可能であることが示されている

(Capaldi, 1992; Capaldi, Miller, Alptekin, & Barry, 1990)。Capaldi et al. (1990) は、R-R-NとR-Nという2種類の報酬系列を用いて、R-N系列にR-N系列が後続する試行とR-R-N系列にR-R-N系列が後続する試行を不規則な順序でラットに与えた。2種類の第1系列の最終2項目は等しくR-Nであるので、両者を弁別するためには第1項目までを含む系列全体に関する情報を弁別手がかりとして利用する必要がある。また、2種類の第2系列の第1項目は等しくR項目であるので、第2項目の有効な弁別刺激としては機能しない。したがって、第2系列の第2項目に対する系列間の弁別が示された場合には、第1系列全体を手がかりとして第2系列を弁別したと考えることができる。Capaldi et al. (1990) は、第1系列と第2系列が時間的には連続するが異なる走路で与えられる場合(実験1)、および、第1系列と第2系列が15分程度の間隔において与えられる場合(実験2)に、ラットにおいてはこのような弁別が成立することを報告している。

実験3では、このようなリスト学習の可能性をマウスにおいて検討した。同系列群のマウスにはR-N系列に続いてR-N系列、およびR-R-N系列に続いてR-R-N系列を提示した。同一のマウスにこれらの2条件のいずれかを不規則な順序で1日に1回提示した。第1系列に

よって後続の第2系列を弁別可能である場合には、第2系列の第2項目に対する走行速度が系列間で分化することが予測される。また、新たに、R-N系列にR-R-N系列、R-R-N系列にR-N系列が常に後続する異系列群を設けることにより、手がかりとなる第1系列と信号対象の第2系列の一致性の効果を吟味した。すなわち、マウスが第1系列の全体的な表象を形成して、それに対して“反復”法則を適用することによって第2系列を予測するのであれば、同系列群の学習は、そのような法則が適用不可能な異系列群よりも速やかであると予測される。一方、第1系列に含まれる複数項目の手がかりと第2系列の項目情報との連合学習によって第2系列の弁別が行われた場合、第2系列の第2項目を弁別するためには、同系列群では $R'+R'+N'+R' \rightarrow R$ と $R'+N'+R' \rightarrow N$ 、異系列群では $R'+R'+N'+R' \rightarrow N$ と $R'+N'+R' \rightarrow R$ という弁別学習を行うことになる。すなわち、第2系列の第2項目を弁別するために必要な手がかりは同系列群と異系列群で等しいことになる。したがって、マウスが第1系列全体の表象に対する反復法則の適用ではなく、第1系列に含まれる複数項目に基づく複合手がかりとの連合学習によって第2系列の項目を予測するのであれば、同系列群と異系列群の遂行には差が認められないと予測される。

方法

被験体 実験開始時において約70日齢の実験経験のないオスのICRマウス12匹を用いた。

装置 実験1・2と同じ直線走路を用いた。報酬刺激には1粒が45mgの餌ペレットを用いた。

手続き 実験1と同一の手続きによる予備訓練を12日間行った。予備訓練に引き続き、習得訓練を144日間行った。被験体を無作為に同系列群と異系列群に振り分けた($n=6$)。系列を構成する報酬項目(R項目)は3粒の餌ペレットを用い、無報酬項目(N項目)では報酬を与えなかった。同系列群では、第1系列と第2系列はR-NとR-N、またはR-R-NとR-R-Nで一致していた。第1系列と第2系列の対提示を1試行として、1日に1試行を行った。異系列群では、第1系列がR-Nの場合には第2系列はR-R-N、第1系列がR-R-Nの場合には第2系列はR-Nであった。走行間隔は20秒であり、第1系列と第2系列の系列間隔は約15分であった。第1系列がR-N系列の条件をA、R-R-N系列の条件をBで表した場合、両群の半数の被験体には6日間ブロックごとの訓練を、ABBABA、の順序で行い、残りの半数の被験体には逆の順序で提示した。その他の手続きは実験1と同じであった。

結果

Figure 3は同系列群と異系列群の第1および第2系列に対する走行速度を24日ブロックで示している。2種類の第1系列は不規則な順序で提示されたため、等しい第1項目を共有する第1系列のR-R-N系列とR-N系列の第2項目は弁別不可能であり、実際に走行速度の分化は認められなかった。

第1系列を第2系列の弁別手がかりとして利用可能である場合には、後続の第2系列の第2項目に対する走行速度が系列間で分化することが予測された。しかしながら、同系列群と異系列群の両方において、第2系列の第2項目に対する走行速度の分化は示されなかった。

第1系列と第2系列の各第2項目までの4走行のデータを用いて、群(2)×系列(2)×走行(4)×ブロック(6)の分散分析を行った。その結果、走行($F(3, 30)=65.75, p<.01$)、およびブロック($F(5, 50)=30.77, p<.01$)の主効果が有意であった。しかしながら、系列×走行($F<1$)や群×系列×走行($F<1$)の交互作用は有意ではなかった。これらの結果は、第2系列の第2走行に関する系列間の走行速度の分化が認められなかったこと、および、そのような分化に対する第1系列と第2系列の一致性の効果が認められなかったことを示すものである。

考察

144日間の習得訓練の範囲内では、2種類の第2系列の第2項目に対する走行速度の分化は全く認められなかった。また、同系列群と異系列群の遂行には差が認められず、第1系列と第2系列の一致性の効果は認められなかった。これらの結果は、本研究における訓練範囲内では、先行系列全体を手がかりとした後続系列の弁別学習であるリスト学習が、マウスにおいては成立しなかったことを示すものである。

ラットを用いたCapaldi et al. (1990)の結果とは異なり、本研究のマウスでは、リスト学習の指標となる第2系列の第2項目について、統計的に有意な差が示されただけでなく、平均走行速度における差の増加傾向自体が認められなかった。この結果は、マウスは系列全体の記憶表象を形成することが困難であることを示唆するものである。しかし、ラットとマウスの結果の相違が、系列全体の記憶表象を形成することに関する認知過程の差ではなく、リスト学習の成立に要する訓練量という量的な差異に基づくものである可能性は否定できない。この可能性について検討するためには、マウスにおいてさらに長期にわたる訓練を継続した場合のリスト学習の成立について検討する必要がある。

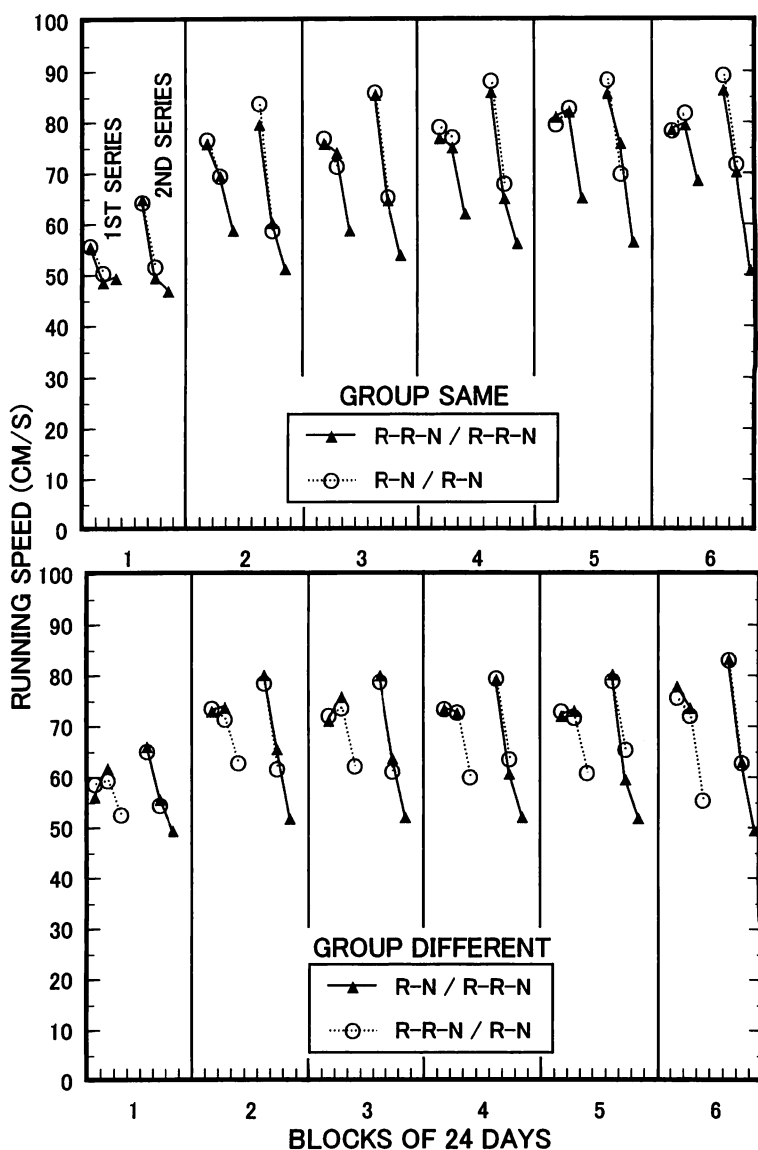


Figure 3. Mean running speed of Groups Same and Different in Experiment 3. In Group Same, Series R-R-N was followed by Series R-R-N at an interval of about 15 min, while Series R-N was followed by series R-N at the same interval. R and N represent reward and nonreward, respectively. For Group Different, the combinations of series were R-R-N/R-N and R-N/R-R-N. Mice of each group were given either of their series pair once per day and required to discriminate the second series based upon the first series as discriminative cues (list learning task).

全体的考察

本研究では、ラットにおいて確認されてきた隣接連合の形成と信号間の刺激般化、および遠隔連合の形成がマウスにおいても認められることが示された。これらの結果は、ラットにおいて示されてきた報酬系列学習におけ

る連合学習の基本的現象がげっ歯類内ではある程度の種間一般性を持つことを確認するものである。

実験2では、マウスが遠隔する項目間に連合を形成可能であることが示された。しかしながら、習得速度という点では、ラットを用いた類似の研究 (e.g., Capaldi & Miller, 1988) と比較すると、遠隔項目の予期が明確に発

現するまでに多くの訓練を要している。また、遠隔項目を手がかりとした当該項目に対する走行速度の分化もラットと比較すると明確ではない。遠隔連合の形成には、複数項目の記憶を保持して後続項目との連合を形成することが必要である。したがって、遠隔連合の形成を示す弁別成績の低さは、マウスの作業記憶における情報処理能力の低さを主張する仮説 (e.g., Fountain et al., 1999) と整合する結果であるように思われる。

また、遠隔連合に含まれる情報の内容については、ラットにおいても十分には明らかにされていない。すなわち、実験2の第3項目は、第1項目と第2項目の記憶表象が結合された形態手がかり (Capaldi, 1985) によっても弁別可能であるが、第1項目と系列位置情報の組み合わせによっても弁別可能である。ラットにおいては、一般に、項目手がかりが有効である場合には系列位置情報は利用されない傾向が強いことが示されてきている (Capaldi, Alptekin, Miller, & Birmingham, 1997; Taniuchi, 2000) が、マウスにおける系列位置情報の利用可能性や項目情報との相対的な優位性についても検討する必要があると思われる。

実験3において、系列全体を手がかりとして利用することを求めるリスト学習については、長期にわたる訓練にもかかわらず、マウスは学習の予兆を示さなかった。その原因としては次の2つが考えられる。第1は、マウスが項目情報を長時間にわたって保持できないというものである。実験2において遠隔連合が成立した課題では、第1項目と第3項目は2つの30秒の走行間隔で隔てられていた。これに対し、実験3では第1系列と第2系列の間に15分の系列間隔が挿入された。このため、第1系列の項目情報を15分以上にわたって保持することが困難である場合には、第2系列との関係性は学習できないことになり、リスト学習は成立しないと考えられる。しかしながら、マウスは強化と無強化が交替する単一交替系列において、20分の走行間隔の下でも強化事象の予期を示すことや、R-N系列とN-R系列の併行学習事態において、3時間の走行間隔の下でも第2項目を弁別することが示されている (谷内, 2001)。このように、マウスは直前の走行における強化の有無といった単純な項目情報については比較的長時間にわたって保持可能である。したがって、系列間隔における項目情報の保持の失敗は、リスト学習の不成立の原因としては考えにくい。しかし、リスト学習には、谷内 (2001) の事態とは異なり、複数項目に関する情報の保持が必要である。したがって、リスト学習の不成立が項目情報の保持の失敗でないことを確認するためには、保持される

情報量と保持可能な時間間隔の関連についても検討する必要があると考えられる。

リスト学習不成立のもう一つの可能性は、マウスが系列全体の表象を形成する能力またはその表象を手がかりとして利用する能力のいずれかあるいは両方において乏しいという可能性である。これまでに、8角形の実験箱の壁に設置された操作子に一定の順序で反応することを求める空間位置の系列学習では、“右へ移動”、“左へ移動”、“交替”等の単純な法則を共有する下位系列への分節化が、ラットにおいては学習を促進するのに対し (Stempowski et al., 1999)、マウスでは逆に妨害的に作用することが知られており、マウスは単純な法則を持つ系列的事象をチャンク化できない可能性が示唆されている (Fountain et al., 1999)。実験2において遠隔連合の形成が可能であったことから、マウスが複数の項目情報を作業記憶内に保持可能であることは明らかである。しかし、実験3におけるリスト学習の不成立と空間位置の系列学習における分節化効果に関する先行研究の結果を総合すると、複数項目を1つのまとまりとしてチャンク化する能力に関しては、ラットとは異なり、非常に乏しい可能性が示唆される。また、実験3では、同系列群と異系列群の両方においてリスト学習が認められなかったため、マウスにおける“反復”法則の利用可能性については依然として明らかでない。これらの可能性について明らかにするためには、長い報酬系列を単調な反復構造を持つ下位系列へと時間的・空間的に分節化することによる学習の促進効果 (e.g., Fountain et al., 1984; Haggbloom, 1993) 等について、マウスにおいても検討することが必要であると思われる。

項目連合学習は、項目刺激の具体的表象間の連合学習である。ラットの報酬系列学習では、そのような学習に加えて、“減少”や“増加”といった報酬項目間の抽象的關係性の符号化に基づく系列構造の学習が行われる可能性が示されてきている (谷内, 1998)。本研究で示唆されたラットとマウスの認知過程の相違が、学習の成立に要する訓練量や作業記憶の容量といった量的な差なのか、情報のチャンク化や事象間の抽象的關係性の符号化等の形成・操作し得る心的表象の水準といった質的な差なのかについて検討していく必要があると考えられる。

引用文献

- Capaldi, E. J. 1985 Anticipation and remote associations: A configural approach. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 11, 444-449.
- Capaldi, E. J. 1992 Levels of organized behavior in

- rats. In W. K. Honig & G. Fetterman (Eds.), *Cognitive aspects of stimulus control* (pp. 385-404). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Capaldi, E. J., Alptekin, S., Miller, D. J., & Birmingham, K. M. 1997 Is discriminative responding in reward outcome serial learning mediated by item memories or by position cues. *Learning and Motivation*, **28**, 153-169.
- Capaldi, E. J. & Miller, D. J. 1988 The rat's simultaneous anticipation of remote events and current events can be sustained by event memories alone. *Animal Learning & Behavior*, **16**, 1-7.
- Capaldi, E. J., Miller, D. J., Alptekin, S., & Barry, K. 1990 Organized responding in instrumental learning: Chunks and superchunks. *Learning and Motivation*, **21**, 415-433.
- Capaldi, E. J. & Molina, P. 1979 Element discriminability as a determinant of serial-pattern learning. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 318-322.
- Capaldi, E. J., Nawrocki, T. M., & Verry, D. R. 1983 The nature of anticipation: An inter-and intraevent process. *Animal Learning & Behavior*, **11**, 193-198.
- Capaldi, E. J. & Verry, D. R. 1981 Serial order anticipation learning in rats: Memory for multiple hedonic events and their order. *Animal Learning & Behavior*, **9**, 441-453.
- Capaldi, E. J., Verry, D. R., & Davidson, T. L. 1980 Memory, serial anticipation pattern learning, and transfer in rats. *Animal Learning & Behavior*, **8**, 575-585.
- D'Amato, M. R. & Colombo, M. 1989 Serial learning with wild card items by monkeys (*Cebus apella*). *Animal Learning & Behavior*, **18**, 133-140.
- Fountain, S. B., Henne, D. R., & Hulse, S. H. 1984 Phrasing cues and hierarchical organization in serial pattern learning by rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **10**, 30-45.
- Fountain, S. B. & Hulse, S. H. 1981 Extrapolation of serial stimulus patterns by rats. *Animal Learning & Behavior*, **9**, 381-384.
- Fountain, S. B., Krauchunas, S. M., & Rowan, J. D. 1999 Serial-pattern learning in mice: Pattern structure and phrasing. *The Psychological Record*, **49**, 173-192.
- Fountain, S. B. & Rowan, J. D. 1995 Sensitivity to violations of "run" and "trill" structure in rat serial-pattern learning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **21**, 78-81.
- Haggbloom, S. J. 1993 Positive transfer across grouping cue modalities in rat serial learning. *Learning and Motivation*, **24**, 266-281.
- Hulse, S. H. & Dorsky, N. P. 1977 Structural complexity as a determinant of serial pattern learning. *Learning and Motivation*, **8**, 488-506.
- Hulse, S. H. & Dorsky, N. P. 1979 Serial pattern learning by rats: Transfer of a formally defined relationship and the significance of nonreinforcement. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 211-220.
- 木村 誠・谷内 通 2004 ラットによる改良型 Hill 迷路を用いた 3 項目系列の習得 動物心理学研究, **54**, 99-103.
- 水原幸夫・石田雅人 1990 系列パタン学習に及ぼす餌ベレットからサッカリン溶液への強化子移行の効果 基礎心理学研究, **8**, 61-68.
- Self, R. & Gaffan, E. A. 1983 An analysis of serial pattern learning by rats. *Animal Learning & Behavior*, **11**, 10-18.
- Stempowski, N. K., Carman, H. M., & Fountain, S. B. 1999 Temporal phrasing and overshadowing in rat serial-pattern learning. *Learning and Motivation*, **30**, 74-100.
- 谷内 通 1995 ラットの系列パタン学習における系列間転移と保持間隔の効果 動物心理学研究, **45**, 21-29.
- 谷内 通 1997 ラットにおける強化系列の習得と消去に及ぼす項目配列の効果 心理学研究, **68**, 255-263.
- 谷内 通 1998 ラットの系列学習研究とその展開 心理学評論, **41**, 392-407.
- Taniuchi, T. 2000 Relative memory load as a determinant of learning process in reward serial learning by rats. *Japanese Journal of Animal Psychology*, **50**, 41-48.
- 谷内 通 (2001) マウスの系列学習における項目情報の長時間保持と順向抑制 北陸心理学会第 36 回大会発表論文集, 1-2.
- Terrace, H. S., Chen, S. F., & Newman, A. B. 1995 Serial learning with a wild card by pigeons (*Columba livia*): Effect of list length. *Journal of Comparative Psychology*, **109**, 162-172.

—2005. 4. 15 受稿, 2005. 10. 10 受理—